喀斯特不同土地利用方式和恢复模式对土壤酶活性C:N:P比值的影响

章润阳[1,4]，钱前[1,4]，刘坤平[2]，梁月明[3]，张伟[2]，靳振江[1,4]，潘复静[1,4*]

（1. 桂林理工大学 环境科学与工程学院 广西环境污染控制理论与技术重点实验室，广西 桂林 541004；2. 中国科学院环江喀斯特生态系统观测研究站，广西 环江 547100；3. 中国地质科学院岩溶地质研究所 自然资源部 广西壮族自治区岩溶动力学重点实验室，广西 桂林 541004；4. 岩溶地区水污染控制与用水安全保障协同创新中心，广西 桂林 541004）

摘要：为了探究喀斯特地区不同土地利用方式和生态恢复模式对土壤酶活性及其C:N:P比值的影响，该文在广西环江县的中国科学院环江喀斯特生态系统观测研究站长期定位观测试验地选取了3种土地利用方式[退化干扰地、牧草地和果树（枇杷）林地]和4种恢复模式（常绿乔木林、落叶乔木林、常绿落叶混交林和自然恢复林）为对象，分析4种土壤酶[β-1,4-葡萄糖苷酶（βG）、β-1,4-N-乙酰葡萄糖苷酶（NAG）、亮氨酸氨基肽酶（LAP）和碱性磷酸酶（ALP）]的活性和C:N:P比值变化与土壤生态因子之间的关系。结果表明：（1）恢复模式土壤的四种酶活性均高于土地利用方式。在不同土地利用方式中，牧草地4种酶的活性、C:P和N:P比值高于其他两种土地利用方式；在不同恢复模式中，落叶乔木林的βG和ALP酶活性显著高于自然恢复林和常绿乔木林，常绿乔木林的NAG酶活性显著高于其他3种恢复模式，而落叶乔木林的酶活性C:P比值和常绿落叶混交林的酶活性N:P比值均显著低于其他3种恢复模式。另外，酶活性计量比值矢量角度分析显示，所有土地利用和恢复模式受磷限制。（2）四种酶活性均与土壤有机碳（SOC）、铵态氮（NH_4^+-N）和硝态氮（NO_3^--N）含量呈显著正相关，与全磷（TP）含量呈显著负相关；βG酶活性还与速效磷（AP）含量呈显著正相关，ALP酶活性与全氮（TN）含量呈显著正相关。(3)冗余分析（RDA）显示，土壤TP、NH_4^+-N、NO_3^--N和AP含量分别解释了土壤酶活性和C:N:P比值变化的38.3%、9.5%、9.3%和 8.0%。综上所述，喀斯特不同土地利用和恢复模式中土壤磷限制普遍存在，意味着土地利用开发和恢复过程中磷的赋存和转化是土壤质量改善的重点。另外，由于牧草地、常绿落叶混交林和落叶乔木林相对于其他土地利用和恢复模式具有较高的土壤酶活性和C:P比值以及速效磷含量，表明牧草和落叶植物可能对喀斯特土地利用和生态恢复过程中土壤质量改善有积极作用。

关键词：喀斯特生态系统，土地利用，土地恢复，土壤酶活性，酶活性生态化学计量

中图分类号：Q948.113　　　　**文献标识码：**A

Effects of different land use and ecological restoration types on soil enzymatic C:N:P ratios in a karst ecosystem

ZHANG Runyang[1,4], QIAN Qian[1,4], LIU Kunping[2], LIANG Yueming[3], ZHANG Wei[2], JIN Zhenjiang[1,4], PAN Fujing[1,4*]

(1. *Guangxi Key Laboratory of Theory and Technology for Environmental Pollution Control*, *College of Environmental and Engineering*, *Guilin University of Technology*, Guilin 541004, Guangxi, China; 2. *Huanjiang Observation and Research Station for Karst Ecosystems*, Huanjiang 547100, Guangxi, China; 3. *Key Laboratory of Karst Dynamics*, *Ministry of Natural and Resources & Guangxi Zhuangzu Autonomy Region*, *Institute of Karst Geology*, *Chinese Academy of Geological Sciences*, Guilin 541004, Guangxi, China; 4. *Collaborative Innovation Center for Water Pollution Control and Water Safety in Karst Area*, Guilin 541004, Guangxi, China）

Abstract: To explore the effects of land use and ecological restoration on soil enzyme activities and C:N:P ratios in the karst ecosystem, three land use types [disturbed land, pasture grassland, and orchard forest (Loquat)] and four restoration types (evergreen forest, deciduous forest, evergreen-deciduous mixed forest, and natural restoration forest), which are long-term positioning observation experimental plots of the Huanjiang Observation

---

基金项目：国家自然科学基金（U20A2011，41907208，31800441）； 广西自然科学基金（2018GXNSFBA138012）[Supported by National Natural Science Foundation of China (U20A2011, 41907208, 31800441); Guangxi Natural Science Foundation (2018GXNSFBA138012)]。

第一作者：章润阳（1996- ），硕士研究生，主要从事喀斯特退化生态系统恢复机理的研究，（E-mail）824633387@qq.com。

[*]**通信作者：**潘复静，博士，副研究员，主要从事生态恢复及地上地下生态学的研究，（E-mail）panfujing@glut.edu.cn。

and Research Station for Karst Ecosystems, were selected. We measured the activities of four soil enzymes [β-1,4-glucosidase (βG), β-1,4-N-acetylglucosidase (NAG), leucine aminopeptidase (LAP), and alkaline phosphatase (ALP)], and analyzed the relationship between activities level and the C:N:P ratios and soil-associated physical and chemical factors. The results were as follows: (1) Enzyme activities were higher in the three land use types than in the restoration types. In addition, the activities of the four enzymes, enzymatic N:P, and enzymatic C:P of pasture grassland were higher than those in the other restoration types. The βG and ALP activities in the evergreen-deciduous mixed and deciduous forests were significantly higher than those in the natural restoration and evergreen forest, and NAG activity in the evergreen forest was significantly higher than that in the other three restoration types. The enzymatic N:P ratios of the evergreen-deciduous mixed forests were significantly lower than those in the other restoration types, as was the enzymatic C:P ratio of the deciduous forest. In addition, vector analysis of the enzyme activity measurement ratio showed that all land use and restoration types were limited by P. (2) The activities of the four enzymes were positively correlated with organic C, ammonia N (NH_4^+-N), and nitrate N (NO_3^--N), whereas negatively correlated with total P (TP). βG activity was positively correlated with available P (AP) and ALP activity was positively correlated with total N (TN). (3) Redundancy analysis showed that the levels of TP, NH_4^+-N, NO_3^--N, and AP explained 38.3%, 9.5%, 9.3%, and 8.0%, respectively, of the changes in soil enzyme activity and C:N:P ratios. Based on these results, the different land use and restoration types in karst areas were shown to generally exist under the limitation of soil P, which implies that the fixation and transformation of P should be the focus of soil quality improvement in the land use development and restoration process. Furthermore, soil enzyme activities, C:P ratios, and AP contents in pasture grassland, evergreen-deciduous mixed forest, and deciduous forest were higher than those in the other land use and restoration types. The result indicates that forage and deciduous plants are important for soil nutrient cycling and should be considered in the process of karst land use and restoration.

Keywords: karst ecosystem, land use, land restoration, soil enzyme activity, enzymatic stoichiometry

土壤胞外酶来源于植物和微生物的分泌物（Błońska et al., 2017），与生态系统中的养分转化和能量流动密切相关（陈晓丽等, 2015），其变化规律能够反映植物和微生物对养分的需求特征与环境变化关系（杨君珑等, 2018）。土壤中的元素循环需要许多胞外酶的参与，例如 β-1,4-葡萄糖苷酶（β-1,4-glucosidase，βG）可以分解纤维素，β-1,4-N-乙酰葡萄糖苷酶（β-1,4-N-acetylglucosaminidase，NAG）可以分解几丁质，亮氨酸氨基肽酶（Leucine aminopeptidase，LAP）可以水解蛋白质和多肽，碱性磷酸酶（alkaline phosphatase，ALP）可以矿物质化有机磷（罗攀等, 2017）。生态化学计量学理论是一种用于研究生态系统中各种元素（主要是 C、N、P 和 S）平衡和能量均衡的方法（Elser et al., 1996）。涉及 C、N、P 循环相关的酶活性的相对比值即为酶活性 C:N:P 生态化学计量比值。lnβG:ln（NAG+LAP）可以作为酶活性 C:N 比值，lnβG:lnALP 作为酶活性 C:P 比值，而 ln（NAG+LAP）:lnALP 则作为酶活性 N:P 比值（Sinsabaugh et al., 2008）。

土壤胞外酶活性与其生态化学计量比值受到土地利用方式、土壤温度和质量、植被类型等多种因素的影响（吴鹏等, 2019；王丽君等，2020）。通常来讲，这些指标的影响具有相互效应。当土地利用方式发生改变，土壤扰动方式和地上植被类型和结构也会随之发生变化，影响土壤的酸碱度、温度、湿度、有机质含量、营养元素有效性以及微生物群落组成等（Lauber et al., 2008），进而造成土壤酶活性的差异。比如，森林土壤的脱氢酶和脲酶活性显著高于耕地（Błońska et al., 2016）。有研究显示，随着土地利用强度的增强，在高强度的人为扰动下，土壤酶活性均有不同程度的降低（De Barros et al., 2020）。因而，减少土壤扰动强度是提高土壤酶活性、维持良好土壤养分循环的途径。随着土地的生态恢复，环境发生改变，不同植被类型的土壤酶活性差异显著（史丽娟等，2020）。研究表明，落叶阔叶林的葡萄糖苷酶活性显著高于常绿阔叶林（常月等, 2021）。当土壤的酶活性 C:P 和 N:P 比值逐渐变小，意味着从磷限制变为碳限制（Yang et al., 2020；Zhang et al., 2021）。用酶活性计量比值矢量长度（Vector L）和矢量角度（Vector A）表示土壤养分的限制特征则更容易理解：当比值矢量长度越长时，土壤的碳限制程度更强；矢量角度偏离 45°时表明受氮或磷限制的变化，当角度向上偏离越大时则受磷限制越强，角度向下偏离越大时则受氮限制越强（Moorhead et al., 2016）。从以上信息可以看出，土壤酶活性及 C:N:P 比值不仅能够表示养分循环过程中养分限制特征，更能反映这种过程中不同养分活化或转化的变化，是表征生物需求和土壤 C、N、P 养分

循环的指标（Feng et al., 2019；Jiao & Yuan, 2019）。

喀斯特是碳酸岩基岩溶蚀后形成的独特地貌类型，有土层薄、土壤形成慢、抗蚀性较差以及景观格局复杂等特点（Wang et al., 2019）。我国西南的喀斯特地区自 20 世纪 50 年代以来，经历了自然植被破坏、土地不合理利用等一系列人为干扰过程，土壤侵蚀加剧的同时基岩大面积裸露，土壤生产力下降（罗旭玲等, 2021；赵楚等, 2021），严重阻碍了土地的可持续发展。近年来，一系列的退耕还林和生态修复工程使得石漠化恶化趋势得到缓解，土壤肥力有所提升（王克林等, 2016）。已有研究表明，林地土壤养分含量比果园和耕地更高（孙建等，2019；夏光辉等, 2020；Kaur et al., 2021），土壤 C、N 固持和土壤微生物生物量都得到明显改善；其中坡耕地转变成马尾松林、柏树林等后，土壤酶活性也得到提升（孙彩丽等, 2021）。但是，土地资源开发利用管理和修复过程是一对矛盾共同体，而研究不同土地利用方式和生态恢复模式的土壤酶活性特征有助于理解土地开发和恢复后土壤质量的改善（白世红等, 2012）。目前，土地利用方式和恢复模式的变化对喀斯特地区土壤酶活性及其化学计量比的影响机制还不够明确。因此，研究土壤酶活性及其 C:N:P 比值的变化与环境因子的关系，将有助于评估喀斯特不同土地利用方式和恢复模式的土壤质量状况，以便为喀斯特土地资源开发利用管理与生态恢复决策提供理论依据。

本文以中国科学院环江喀斯特生态系统观测研究站的顺坡垦殖观测场平台作为研究样地，选取了 3 种土地利用方式[退化干扰地、牧草地和果树（枇杷）林地]和 4 种生态恢复模式（常绿乔木林、落叶乔木林、常绿落叶混交林和自然恢复林）作为研究对象，分析不同土地利用方式和生态恢复模式土壤 βG、NAG、LAP 和 ALP 四种酶的活性及其 C:N:P 比值的变化及其与土壤环境因子的关系，阐明不同土地利用方式和生态恢复模式养分限制特征及其驱动因素的变化。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

中国科学院环江喀斯特生态系统观测研究站（108°18'—108°19' E，24°43'—24°44' N，平均海拔为 228.5~337.8 m）在广西壮族自治区环江毛南族自治县。该区域位于北回归线以北，云贵高原东南，为典型的亚热带季风气候，七月室外平均温度 29 ℃，年平均气温 15.4 ℃~22.4 ℃，全年日照时数 4 422 h，全年太阳辐射量 98.89 kJ cm^{-2}，无霜期 290 d，年平均降水量 1 400~1 500 mm，降雨多集中于 4 至 9 月，占全年降雨量的 70%（张伟等, 2013）。

研究区在 1985 年前经历了频繁的火烧和放牧，导致了严重的石漠化。1985 年研究区内所有居民外迁，退化的生态系统才得到了逐步恢复。2004 年，选择坡面土壤和植被较为均一的山坡建立顺坡垦殖观测场平台，模拟人为扰动和生态恢复方式设立了面积、坡度相仿的长期控制性试验样地。三种不同土地利用方式（退化干扰区、牧草地、果树林地）和四种不同生态恢复模式（常绿乔木林、落叶乔木林、常绿落叶混交林、自然恢复林）的具体处理方式见表 1。该研究区内基岩裸露率小于 10%，碎石覆盖率在 30%~60%，地表土碎岩体积含量越为 10~30%。土壤主要为白云岩风蚀形成的碱性石灰土，并随着坡向下，土层平均厚度由 10~30 cm 逐步上升到 50~80 cm（陈洪松等, 2012）。

1.2 土壤样品采样

2020 年 7 月，在中国科学院环江喀斯特生态系统观测研究站坡地顺坡垦殖观测场平台选取三种不同土地利用方式和四种不同恢复模式作为研究地（图 1）。每种类型即为一个径流场，站内坡面径流场投影面积约为 100 m×10 m，横跨山体的坡脚到中上位置。我们在每种类型的径流场上、中、下三个不同位置共设置 3 个 10 m×10 m 的样方，共 3 个重复样方，每个样方间隔不低于 20 m。

每个样方再设置 3 个采样点，在每个采样点 3 m×3 m 范围内按照五点法进行采样，每个采样点采集的土样进行混合形成 1 个样，每个样方有 3 个混合样，因此，每种土地利用方式或恢复模式共 9 个混合土样（图 1），共采集到 63 个土壤样品。土样中的石头和根系于样品采集后 4 h 内挑出，然后过 10 目筛，并分成等量的两份。将第 1 份置于 4 ℃冰箱保存，用于土壤胞外酶活性和铵态氮、硝态氮的测定；第 2 份风干，研磨，过 20 目和 100 目，用于土壤养分的测定。

表 1 不同土地利用方式和生态恢复模式样地概况

Table 1 Plot conditions of different land use and cological restoration types

土地利用方式 Land use type	处理方法 Treatment	土壤扰动情况	海拔 Altitude	山坡走向 Hillside	植被情况 Vegetation condition

	method	Soil disturbance	（m）	trend	
退化干扰地 Disturbed land	每年 12 月份，地上植被刈割，除根 In December of each year, mow to remove root vegetation	高 High	310	东南 Southeast	以白茅、蔓生莠竹、毛桐苗等草本植物为主 Mainly herbaceous plants such as *Imperata cylindrical*, *Microstegium vagans* and *Mallotus barbatus*
牧草地 Pasture grass	去除原始植被，挖根，然后种植桂牧 1 号，每年在收割后施肥 Removed the original vegetation, dug the roots, then planted Guimu-1, and fertilize after harvest every year	中 Medium	296	东南 Southeast	桂牧 1 号 *Pennisetum purpureum* cv. Guimu-1
果树林 Orchard forest	栽种枇杷后连续 3 年去除原始植被，除根，果实成熟后采摘并修剪枝干 After planting *Eriobotrya japonica*, remove the original vegetation and roots for three consecutive years, pick and prune the branches after the ripe fruit	中 Medium	299	东南 Southeast	以枇杷为主，几乎没有地下植被，地表多枇杷叶凋落物 Mainly *Eriobotrya japonica*, there is almost no underground vegetation, and there are many loquat leaf litter on the surface
常绿乔木林 Evergreen forest	栽种青冈栎后连续 3 年去除原始植被，除根 Remove the original vegetation and roots for three consecutive years after planting *Cyclobalanopsis glauca*	低 Low	297	东南 Southeast	以青冈栎为主，地下草本星状分布，凋落物层很薄 Mainly *Cyclobalanopsis glauca*, with a star-shaped distribution of underground herbs, and the litter layer is very thin
落叶乔木林 Deciduous forest	栽种任豆后连续 3 年去除原始植被，除根 Remove the original vegetation and roots for three consecutive years after planting *Zenia insignis*	低 Low	296	东南 Southeast	以任豆为主、地下草本片状分布，凋落物层较薄 Mainly *Zenia insignis*, the subterranean herbs are distributed in sheets, and the litter layer is thin
常绿落叶混交林 Evergreen-deciduous mixed forest	栽种青冈栎和任豆后连续 3 年去除原始植被，除根 Remove the original vegetation and roots for three consecutive years after planting *Cyclobalanopsis glauca* and *Zenia insignis*	低 Low	297	东南 Southeast	以任豆及青冈栎为主 Mainly *Zenia insignis* and *Cyclobalanopsis glauca*
自然恢复林 Natural restoration forest	原始状态，自然演替 Original state, natural succession	无 No	305	东南 Southeast	植被覆盖率高于 90%，多灌木，地表有丰富的藤本和杂草分布，主要植被为盐肤木、黄荆、毛桐、火棘、竹叶花椒等，凋落物层较厚 The vegetation coverage rate is higher than 90%, there are many shrubs, and there are abundant vines and

weeds on the surface. The main vegetation are *Rhus chinensis*, *Vitex negundo*, *Mallotus barbatus*, *Pyracantha fortuneana*, *Zanthoxylum armatum*, etc., and the litter layer is thick

1.3 土壤养分测定

采用 pH 计（雷磁 PHS-2F）在水土比 1:2.5 情况下测定土壤的 pH 值；采用重铬酸钾-硫酸溶液加热氧化土壤，然后用硫酸亚铁溶液滴定重铬酸钾溶液来测定土壤有机碳（SOC）；采用半微量凯氏法消煮土样，使用流动注射仪（AA3HR）测定消煮液的氮素浓度，计算全氮（TN）含量；用 NaOH 熔融土样，消煮液使用钼锑抗显色剂显色，然后使用紫外可见分光光度计（PerkinElmerL60200060）测定全磷（TP）含量；用 KCl 溶液浸提土样，浸提液则用流动注射仪（AA3HR）测定铵态氮（NH_4^+-N）和硝态氮（NO_3^--N）浓度，后计算两者含量；使用 Na_2HCO_3 溶液浸提后使用钼锑抗显色剂显色，最后使用紫外可见分光光度计(PerkinElmerL60200060)测定速效磷（AP）（鲁如坤, 2000）。

1.4 土壤酶活性测定

应用 MUB 荧光光度法测定土壤酶活性。称取鲜土 1 g 于 500 mL 灭菌带盖玻璃瓶中，添加 125 mL 灭菌冷却后的醋酸钠缓冲液或碳酸氢钠缓冲液，用匀浆机搅拌形成土壤悬浊液。悬浊液用涡旋仪使其处于匀浆状态，然后，再使用移液枪吸土壤悬浮液于 96 微孔板内，将微孔板置于 20 ℃黑暗条件下培养 4 h 后，再在每个孔中加入 10 µL 的 NaOH 溶液（1 mol·L^{-1}）使反应完全结束，用酶标仪（SynergyH4）测定荧光值。将 nmol·g^{-1}·h^{-1} 作为酶活性的单位（Phillips et al., 2012）。

1.5 数据处理

酶活性 C:N:P 比值通过 ln（*β*G）:ln（NAG+LAP）:ln（AP）计算。

酶活性计量比值矢量长度（Vector L）和矢量角度（Vector A）计算公式如下（Moorhead et al., 2016）：

$$\text{Vector L} = \{[\ln(\beta G)/\ln(NAG+LAP)]^2 + [\ln(\beta G)/\ln(AP)^2\}^{1/2};$$

$$\text{Vector A} = \text{Degrees}\{\text{ATAN2}[\ln(\beta G)/\ln(AP), \ln(\beta G)/\ln(NAG+LAP)]\}。$$

式中： Vector L 表示土壤受微生物碳限制程度的高低；Vector A 表示土壤受微生物氮、磷的限制程度高低，Vector A 偏离 45°时表明受氮或磷限制，向上偏离越大受磷限制越强，向下偏离越大受氮限制越强。

各项指标先进行正态分布检验，然后采用单因素方差数据分析（one-way ANOVA）和多重比较分析（least-significant-differences，LSD）方法（SPSS 22.0 软件）分析不同土地利用和恢复模式对土壤酶活性和各理化指标的影响，并利用 Origin2018 软件制图。应用斯皮尔曼法（Spearman；SPSS 22.0 软件）对土壤酶活性及生态化学计量比和土壤理化性质进行相关分析。利用冗余分析（RDA）计算土壤环境因子对土壤酶活性及生态化学计量比变化的影响贡献率（Canoco 5.0 软件）。



I. 退化干扰区；**II**. 牧草地；**III**. 果树林地；**IV**. 常绿乔木林；**V**. 落叶乔木林；**VI**. 常绿落叶混交林；**VII**. 自然恢复林。下同。

I. Disturbed land; **II**. Pasture grass; **III**. Orchard forest; **IV**. Evergreen forest; **V**. Deciduous forest; **VI**. Evergreen-deciduous mixed forest; **VII**. Natural restoration forest. The same below.

图 1 采样方式示意图

Fig.1 Sampling method sketch map

2 结果与分析

2.1 不同土地利用与恢复模式土壤养分特征

由表 2 可知，三种土地利用方式中，SOC 和 TP 含量无显著差异。退化干扰区土壤 TN 含量显著高于其他土地利用方式，但 NO_3^--N 含量最低。牧草地土壤 AP 和 NH_4^+-N 含量最高，其中：AP 含量比退化干扰区、果树林地分别高 78.31%、51.29%；NH_4^+-N 含量比退化干扰地和果树林分别高 13.03%、96.76%。果树林地土壤具有最高的 NO_3^--N 含量，分别比退化干扰区和牧草地高 180.48%、31.91%。在四种恢复模式中，SOC 和 TP 含量无显著差异，落叶乔木林具有最高 NO_3^--N 和 AP 含量，其中 NO_3^--N 含量比常绿乔木林、常绿落叶混交林、自然恢复林分别高 39.60%、34.59%、51.13%；常绿落叶混交林土壤 TN 和 NH_4^+-N 含量最高，其中 NH_4^+-N 含量比自然恢复林高 42.82%；自然恢复林的 NH_4^+-N 和 NO_3^--N 含量最低。另外，三种土地利用方式 SOC、TN、TP、NH_4^+-N、NO_3^--N 和 AP 含量的均值与四种恢复模式的均值无显著差异（表 3）。

2.2 不同土地利用与恢复模式土壤酶活性及其 C:N:P 比值的变化

由图 2 可知，三种土地利用方式中，牧草地的 NAG 和 LAP 酶活性均显著高于其他土地利用方式，果树林地 NAG 酶活性显著低于其他土地利用方式，退化干扰地 βG 酶活性显著低于其他土地利用方式，不同土地利用方式 ALP 酶活性无显著差异。在四种恢复模式中，落叶乔木林的 βG 酶活性显著高于自然恢复林和常绿乔木林，常绿乔木林的 NAG 酶活性显著高于其他三种恢复模式，常绿乔木林和常绿落叶混交林的 LAP 酶活性显著高于落叶乔木林和自然恢复林，落叶乔木林和常绿落叶混交林 ALP 酶活性显著高于常绿乔木林和自然恢复林。由表 3 可知，不同恢复模式酶活性均值显著高于不同土地利用方式酶活性均值。

由表 4 可知，不同土地利用方式土和恢复模式壤酶活性 C:N:P 比值存在显著差异（P<0.05）。在不同土地利用方式中，退化干扰区的酶活性 C:N:P 比值均为最低；牧草地的酶活性 C:P 和 N:P 比值均为最高，其中酶活性 C:N 比值比退化干扰区高 12.48%；果树林地酶活性 C:N 比值最高，比退化干扰区高 12.92%。在不同恢复模式中，常绿乔木林酶活性 C:P 和 N:P 比值均为最高；落叶乔木林的酶活性 C:N 和 C:P 比值较高，酶活性 N:P 比值显著低于其他恢复模式；常绿落叶混交林酶活性比值均较低；自然恢复林的酶活性比值均较高。在不同土地利用方式中，果树林地的酶活性比值矢量长度（Vector L）显著高于其他两种利用方式。在不同恢复模式中，落叶乔木林和自然恢复林的 Vector L 显著高于其他恢复模式。所有土地利用方式和恢复模式的矢量角度（Vector V）均大于 45°。

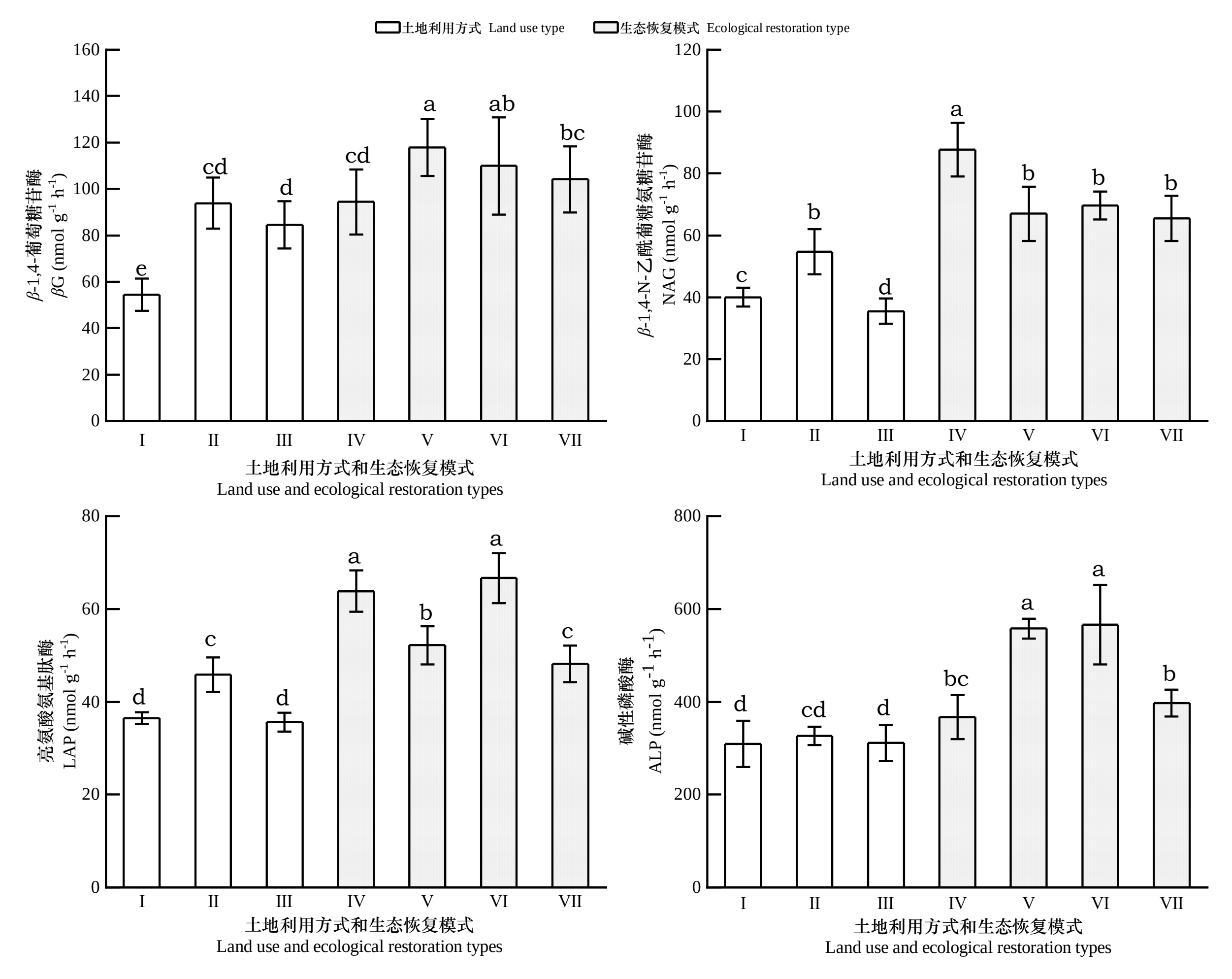
表 2 不同土地利用和生态恢复模式下土壤基本理化性质

Table 2 Soil physical and chemical properties of different land use and ecological restoration types

理化性质 Physicochemical properties	退化干扰区 Disturbed land（I）	牧草地 Pasture grass（II）	果树林地 Orchard forest（III）	常绿乔木林 Evergreen forest（IV）	落叶乔木林 Deciduous forest（V）	常绿落叶混交林 Evergreen-deciduous mixed forest（VI）	自然恢复林 Natural restoration forest（VII）
有机碳 SOC（$g\cdot kg^{-1}$）	47.91±3.04c	48.37±2.5c	48.24±2.33c	50.83±5.09bc	52.82±2.48b	53.64±3.89b	57.53±3.04a
全磷 TP（$g\cdot kg^{-1}$）	1.15±0.09a	1.1±0.06a	1.09±0.16a	0.79±0.04b	0.8±0.04b	0.83±0.05b	0.85±0.07b
全氮 TN（$g\cdot kg^{-1}$）	4.8±0.18ab	4.24±0.16de	4.01±0.35e	4.32±0.3cd	4.57±0.2bc	4.92±0.23a	4.62±0.43b
速效磷 AP（$mg\cdot kg^{-1}$）	8.9±0.63c	15.87±1.81a	10.49±0.95b	8.42±1.62c	15.25±1.66a	10.35±1.4b	15.25±1.16a
氨态氮 NH_4^+-N（$mg\cdot kg^{-1}$）	3.76±0.26c	4.25±0.47b	2.16±0.34e	4.59±0.33a	4.67±0.33a	4.87±0.5a	3.41±0.11d
硝态氮 NO_3^--N（$mg\cdot kg^{-1}$）	4.2±0.33d	8.93±2.39c	11.78±2.24b	11.54±1.61b	16.11±1.46a	11.97±0.8b	10.66±1.5b
pH	7.56±0.06b	7.23±0.1d	7.75±0.13a	7.32±0.24cd	7.45±0.12bc	7.51±0.16b	7.78±0.16a

注：不同小写字母表示不同土地利用和生态恢复模式间差异显著（P<0.05）。下同。

Note：Different small letters indicate significant differences among different land use and ecological restoration types（*P*<0.05）. The same below.



不同小写字母表示不同土地利用和生态恢复模式间差异显著（*P*<0.05）。

Different small letters indicate significant differences among different land use and ecological restoration types（*P*<0.05）.

图 2 土壤酶活性的变化特征

Fig.2 Variation characteristics of soil enzyme activities

表 3 不同土地利用和生态恢复方式下土壤理化指标均值和酶活性均值

Table 3 Mean values of soil physicochemical indexes and enzyme activities in different land use and ecological restoration types

理化性质和酶活性 Physicochemical property and enzyme activity	土地利用方式 Land use type	生态恢复模式 Ecological restoration type
SOC （$g\cdot kg^{-1}$）	48.17±2.54a	53.7±4.36a
TP （$g\cdot kg^{-1}$）	1.11±0.11a	0.81±0.06a
TN （$g\cdot kg^{-1}$）	4.35±0.41a	4.61±0.36a
AP（$mg\cdot kg^{-1}$）	11.75±3.26a	12.32±3.37a
NH_4^+-N（$mg\cdot kg^{-1}$）	3.39±0.98a	4.38±0.67a
NO_3^--N（$mg\cdot kg^{-1}$）	8.31±3.67a	12.57±2.51a
pH	7.51±0.24a	7.52±0.24a
*β*G（$nmol\cdot g^{-1}\cdot h^{-1}$）	77.57±19.46b	106.57±17.34a
NAG（$nmol\cdot g^{-1}\cdot h^{-1}$）	43.44±9.74b	72.42±11.55a
LAP（$nmol\cdot g^{-1}\cdot h^{-1}$）	39.31±5.32b	57.7±8.95a

ALP（nmol·g^{-1}·h^{-1}）	315.52±37.64b	471.92±104.37a

表 4 不同土地利用和生态恢复方式下土壤酶活性 C:N:P 比值及其矢量特征

Table 4 Soil enzyme activity C:N:P ratios and vector characteristics in different land use and ecological restoration types

土地利用方式 Land use type	C:N	C:P	N:P	矢量长度 Vector length	矢角角度 Vector angle（°）
I	0.92±0.028d	0.697±0.022d	0.758±0.021d	0.441±0.031c	69.96±2.261ab
II	0.984±0.034bc	0.784±0.023a	0.797±0.017b	0.531±0.043b	65.133±1.556d
III	1.039±0.028a	0.773±0.025ab	0.744±0.015d	0.583±0.035a	68.419±1.89bc
IV	0.904±0.031d	0.77±0.031ab	0.851±0.028a	0.435±0.042c	61.776±3.408e
V	0.998±0.03b	0.753±0.015bc	0.756±0.013d	0.526±0.037b	70.667±0.823a
VI	0.953±0.043c	0.74±0.032c	0.777±0.018c	0.473±0.057c	69.786±2.202ab
VII	0.981±0.038bc	0.775±0.02ab	0.791±0.018bc	0.52±0.047b	66.492±1.277cd
平均值 Mean value	0.968±0.054	0.756±0.036	0.782±0.038	0.501±0.065	67.462±3.576

2.3 土壤酶活性及其 C:N:P 比值与土壤理化因子的关系

相关性分析表明，βG 酶活性与 AP 、NH_4^+-N 和 NO_3^--N 呈极显著性正相关（P<0.01，下同），NAG 和 LAP 酶活性与 NH_4^+-N 和 NO_3^--N 呈极显著性正相关，LAP 酶活性与 TN 呈极显著性正相关（P<0.01），与 pH 呈负相关。ALP 酶活性与 NH_4^+-N 和 NO_3^--N 呈极显著性正相关（P<0.01），四种酶活性均与 TP 呈极显著负相关（P<0.01）。酶 C:N 比值与 AP 和 pH 呈极显著性正相关（P<0.01），与 NH_4^+-N 呈极显著负相关（P<0.01）。酶 C:P 比值与 AP 和 NO_3^--N 呈极显著性正相关（P<0.01）。酶 N:P 比值与 NH_4^+-N 呈极显著性负相关（P<0.01），与 NH_4^+-N 呈极显著性正相关（P<0.01），与 TP 呈显著性负相关（表 5）。不同土地利用方式和恢复模式土壤酶活性及化学计量比与土壤理化因子关系密切。

冗余分析分析表明，土壤理化性质对土壤酶活性及其化学计量比的总累积解释率为 63.3%，第一轴解释了变量的 65.8%，第二轴解释了变量的 0.81%（图 3）。其中，TP（F=37.9；P=0.002）、$NH4^+$-N（F=11.0；P=0.002）、$NO3^-$-N（F=12.9；P=0.002）、AP（F=13.4；P=0.002）是影响土壤酶活性及其化学计量比的显著影响因子，其解释量分别为 38.3%、9.5%、9.3%、8.0%（表 6） 。

表 5 土壤酶活性及其 C:N:P 比值与土壤各因子之间的相关性

Table 5 Correlation analysis between soil enzyme activities, enzymatic C:N:P ratios and other soil factors

指标 Index	SOC	TP	TN	AP	NH_4^+-N	NO_3^--N	pH
βG	0.431**	-0.569**	0.002	0.458**	0.351**	0.659**	-0.03
NAG	0.358**	-0.740**	0.132	0.031	0.616**	0.434**	-0.340**
LAP	0.303*	-0.684**	0.237	-0.126	0.686**	0.422**	-0.301*
ALP	0.336**	-0.617**	0.336**	0.151	0.567**	0.575**	-0.062
C:N	0.05	0.161	-0.324**	0.449**	-0.417**	0.286*	0.324**
C:P	0.204	-0.12	-0.387**	0.443**	-0.138	0.333**	0.017
N:P	0.144	-0.318*	-0.035	-0.091	0.334**	0.018	-0.353**

注：*表示 P<0.05；**表示 P<0.01。

Note: * indicates P<0.05; ** indicates P<0.01.

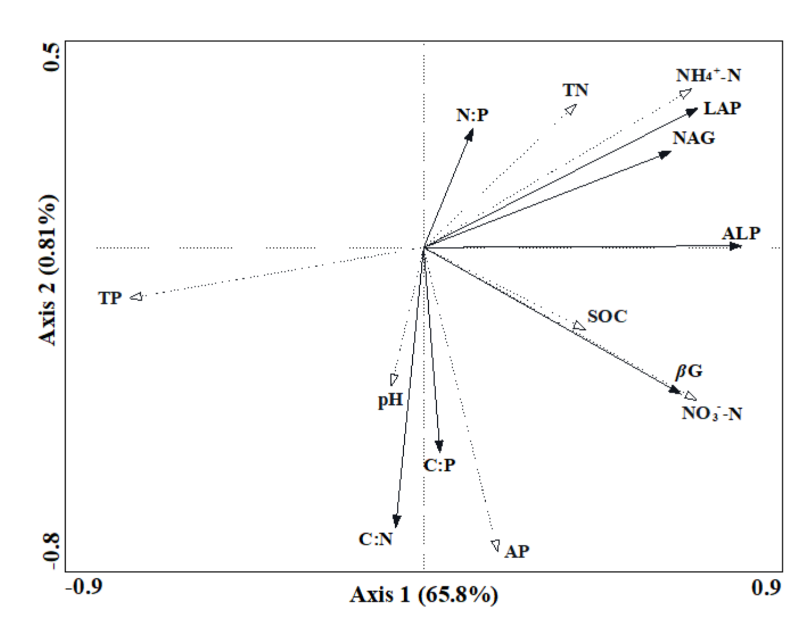


图 3 土壤酶活性及其 C:N:P 比值与土壤理化性质关系的冗余分析（RDA）

Fig.3 Redundancy analysis (RDA) of soil enzyme activities, enzymatic C:N:P ratios and physicochemical properties in soil

表 6 土壤酶活性及其 C:N:P 比值的影响因素

Table 6 The factors influencing on soil enzyme activities and enzymatic C:N:P ratios

指标 Index	重要性排序 Importance ranking	解释量 Explanatory quantity（%）	*F*	*P*
TP	1	38.3	37.9	0.002
NH_4^+-N	2	9.5	11.0	0.002
NO_3^--N	3	9.3	12.9	0.002
AP	4	8.0	13.4	0.002

3 讨论

3.1 土壤酶活性及其 C:N:P 比值变化及其影响因素

土壤酶活性及计量比值受土壤理化性质改变的影响，而土壤理化性质的改变与土地利用方式转化（de Oliveira et al., 2019）、植被种类的变化（Woźniak, 2019）息息相关。本研究中，喀斯特地区不同土地恢复模式下酶活性均值明显高于土地利用方式，且不同土地利用方式和恢复模式的土壤酶活性也有较大的差异。造成不同土地利用方式和恢复模式土壤酶活性变化可能有以下两个因素：（1）与土地的扰动强度有关。由于常绿乔木林、落叶乔木林、常绿落叶混交林和自然恢复林受到人为干扰相比于果树林地、牧草地和退化干扰地较弱，因此，凋落物回归量的改善和细根死亡的生物量输入会增加土壤微生物对植物来源养分的可用性（Philippot et al., 2013），影响土壤微生物硝化与反硝化过程（张东等, 2019），影响溶磷菌等微生物释放酶的速率（岑龙沛等, 2020），进而引起酶活性的提高。（2）与植物的生理生态指标有关。牧草地上生物量较多并且高度较高并且拥有发达的根系，而落叶树种的主要适应策略以提高资源利用效率为主，其年生长周期短，养分周转速率及叶片更新速率高（王思琦等, 2020）。又由于试验地 pH 较高，磷素易被络合成不被植物和微生物吸收和利用的形态（高雨秋等, 2019），有机质稳定更高，氮磷有效性降低（曾成城等, 2021）。为了吸收更多的养分，植物分泌大量的有机质给土壤微生物，促进微生物生长和分泌更多的酶来提高土壤养分的可利用性（王丽君等, 2021）。

3.2 不同土地利用方式和恢复模式影响土壤酶活性及其 C:N:P 比值

本研究得出，在不同土地利用方式中，牧草地比退化干扰地和果树林地具有较高的 NAG 和 LAP 酶活性以及酶活性 N:P 比值。一般认为，土壤养分有效性、生物属性是影响土壤酶活性及其化学计量比变化的

重要因素（Zhang et al., 2021）。造成不同土地利用方式土壤酶活性及其比值的变化可能有如下两个原因：（1）受到土壤 P 素限制的影响。在本研究中，酶活性适量角度表明所有的土地利用类型都受到磷缺乏的限制。牧草地酶活性 C:P 和 N:P 比值高于其他土地利用方式，同时酶活性比值适量角度较小，说明牧草地相对于其他土地利用方式受磷限制减弱。植物通过调节土壤微生物的酶生产来改变其土壤养分的有效性，因此，牧草地土壤中的 AP 含量显著高于其他土地利用方式能够支持该利用方式磷限制减弱的趋势。这可能与牧草样地建立前期施肥所致，氮磷养分的补充使得磷限制降低（张永亮等, 2020）。（2）受到 N 素含量变化的影响。上述中讲到磷限制降低，意味 N 素在生物活动的作用凸显。土壤中的 N 素大部分来源于有机质的分解（母容等, 2011）。因此，本研究发现 NAG 和 LAP 酶活性与 SOC 呈显著正相关。牧草具有发达的根系，细根较多，其根尖是生理功能区，不仅能够分泌更多的酶，也会分泌更多的有机物给微生物繁殖来分泌水解酶，共同分解有机质（Avellaneda-Torres et al., 2013）。NH_4^+-N 来自于土壤 TN 的矿化，牧草地土壤对 NH_4^+-N 的吸附性强，土壤氮素补给高于其他土地利用方式（焦泽彬等, 2021），因而，本研究中就出现土壤 NAG 和 LAP 酶活性与 NH_4^+-N 含量呈显著正相关关系。综上所述，与其他土地利用方式相比，牧草地具有更好的养分循环状况。

在不同恢复模式中，落叶乔木林和常绿落叶混交林具有较高的 βG 和 ALP 酶活性，具有较低的 N:P 比值和较大的矢量角度，说明落叶乔木林和常绿落叶混交林受磷限制的影响比其他恢复模式严重。这种情况的发生，有可能与落叶植物的存在有一定关系。理由如下：（1）由于落叶植物的生理特征所致。落叶植物具有较高的生长速率、生产力和光合作用速率等，对土壤养分的需求较多。当土壤的养分可用性较低时，微生物会分泌更多的酶来提高有效性养分的供应。(Zhang et al., 2019)（2）与凋落物归还有关。落叶乔木林和常绿落叶混交林较其他恢复模式有较高的凋落物量，这为植物和微生物获取养分提供了充足的有机物。土壤养分很多来源于土壤有机质的分解和矿化，这些过程依靠分解酶来完成。本研究结果发现土壤酶活性与 SOC 呈极显著正相关。综上所述，落叶植物更易于对外界环境的变化作出响应，对喀斯特植被恢复中土壤碳氮磷的固持更有帮助（周晓东和邓艳, 2017）。

3.3 酶活性及 C:N:P 比值变化的驱动因素

本研究发现影响土壤酶活性及化学计量比的显著因子是 TP、NH_4^+-N、NO_3^--N 和 AP。其中，TP 对土壤酶活性及 C:N:P 比值影响最大，重要性为 37.9%。土壤氮和磷已经被证实是影响土壤酶活性及 C:N:P 比值的重要因素（Hill et al., 2010）。例如：邢肖毅等（2012）以黄土高原丘陵不同植被群落为研究对象，发现土壤 NAG 酶活性与 NH_4^+-N 和 NO_3^--N 呈显著相关；杨凯等（2021）通过研究青海地区玉米地发现土壤中的 NH_4^+-N 和 NO_3^--N 主要通过影响固氮微生物进而影响 NAG 和 LAP 酶活性。TP 是土壤磷的总储量虽然不能完全反应土壤磷素的供应水平，但与 TN 和 SOC 构成比例关系，依然是酶活性的重要影响影子。又因为研究地区受磷限制，AP 可以反应土壤磷养分的可用性，磷酸酶加快有机磷向无机磷转化的速率，促进植物对无机磷的吸收（Zhang et al., 2021）。此外，冗余分析表明 7 种（SOC、TP、TN、AP、NH4+-N、NO_3^--N、pH）理化性质对不同土地利用方式和恢复模式下土壤酶活性及其化学计量解释量为 65.1%，这些环境因子解析了酶活性变化的主要贡献率，在喀斯特土地利用和生态恢复中应该更需这些因素的控制或者调控。

4 结论

该文通过对研究区不同土地利用方式和生态恢复模式土壤酶活性及其 C:N:P 比值的研究，得出以下结论：（1）研究区不同恢复模式下土壤酶活性均值高于不同土地利用方式；（2）研究区植被主要受到土壤磷限制，土壤酶活性的变化是磷素转化的关键；（3）在不同土地利用方式和恢复模式中，牧草和落叶植物对土壤酶活性及其 C:N:P 比值变化的影响程度更强。

参考文献：

AVELLANEDA-TORRES LM, MELGAREJO LM, NARVÁEZ-CUENCA CE, et al., 2013. Enzymatic activities of potato crop soils subjected to conventional management and grassland soils[J]. J Soil Sci Plant Nut, 13(2): 301-312.

BAI SH, MA FY, LI SH, et al., 2012. Relational analysis of soil enzyme activities, nutrients and microbes in

Robinia pseudoacacia plantations in the Yellow River Dalta with different degradation degrees[J]. Chin J Eco-Agric, 20(11):1478-1483. [白世红，马风云，李树生，等，2012. 黄河三角洲不同退化程度人工刺槐林土壤酶活性、养分和微生物相关性研究[J]. 中国生态农业学报，20（11）:1478-1483.]

BŁOŃSKA E, LASOTA J, GRUBA P, 2016. Effect of temperate forest tree species on soil dehydrogenase and urease activities in relation to other properties of soil derived from loess and glaciofluvial sand[J]. Ecol Res, 31(5): 655-664.

BŁOŃSKA E, LASOTA J, ZWYDAK M, 2017. The relationship between soil properties, enzyme activity and land use[J]. For Res Papers, 78(1): 39-44.

CEN LP, YAN YJ, DAI QH, et al., 2020. Occurrence characteristics of organic carbon and phosphorus in fissured soil under different land use types in Karst area[J]. Jiangsu Agric Sci[J]. Acta Ecol Sin, 40(21): 7567-7575. [岑龙沛，严友进，戴全厚，等，2020. 喀斯特不同土地利用类型裂隙土壤有机碳及磷素赋存特征[J]. 生态学报，40（21）:7567-7575.]

CENG CC, SU TM, SU LR, et al., 2021. Soil nutrient characteristics of different land use patterns in typical karst areas of Guangxi[J]. Jiangsu Agric Sci, 49(2):199-203. [曾成城，苏天明，苏利荣，等，2021. 广西典型喀斯特地区不同土地利用方式土壤养分特征[J]. 江苏农业科学，49（2）:199-203.]

CHANG Y, DING XQ, HOU HB, 2021. Characteristics of soluble organic nitrogen and soil enzyme activities in subtropical forest along a restoration gradient[J]. Res Agric Mod, 42(3): 570-578. [常月，丁咸庆，侯红波，等,2021. 亚热带不同演替阶段森林土壤可溶性有机氮与酶活性特征[J]. 农业现代化研究,42(3):570-578]

CHEN HS, YANG J, FU W, et al., 2012. Characteristics of slope runoff and sediment yield on karst hill-slope with different land-use types in northwest Guangxi[J]. Trans Chin Soc Agric Eng , 28(16): 121-126. [陈洪松，杨静，傅伟，等，2012. 桂西北喀斯特峰丛不同土地利用方式坡面产流产沙特征[J]. 农业工程学报，28（16）:121-126.]

CHEN XL, WANG GX, YANG Y, et al., 2015. Response of soil surface enzyme activities to short-term warming and litter decomposition in a mountain forest[J]. Acta Ecol Sin, 35(21): 7071-7079. [陈晓丽，王根绪，杨燕，等，2015. 山地森林表层土壤酶活性对短期增温及凋落物分解的响应[J]. 生态学报，35（21）:7071-7079.]

DE BARROS JA, DE MEDRIROS EV, DA COSTA DP, et al., 2020. Human disturbance affects enzyme activity, microbial biomass and organic carbon in tropical dry sub-humid pasture and forest soils[J]. Arch Agron Soil Sci, 66(4): 458-472.

DE OLIVEIRA SÉ, DE MEDEIROS EV, DUDA GP, et al., 2019. Seasonal effect of land use type on soil absolute and specific enzyme activities in a Brazilian semi-arid region[J]. Catena, 172: 397-407.

ELSER JJ, DOBBERFUHL DR, MACKAY NA, et al., 1996. Organism size, life history, and N:P stoichiometry[J]. Bioscience, 46(9): 674-684.

FENG C, MA YH, JIN X, et al., 2019. Soil enzyme activities increase following restoration of degraded subtropical forests[J]. Geoderma, 351: 180-187.

FU ZQ, CHEN Q, LEI PF, et al., 2021. Soil fungal communities and enzyme activities along local tree species diversity gradient in subtropical evergreen forest[J]. Forests, 12(10): 1321.

GAO YQ, DAI XQ, WANG JL, et al., 2019. Characteristics of soil enzymes stoichiometry in rhizosphere of understory vegetation in subtropical forest plantations[J]. Chin J Plant Ecol, 43(3):258-272. [高雨秋，戴晓琴，王建雷，等，2019. 亚热带人工林下植被根际土壤酶化学计量特征[J]. 植物生态学报，43（3）:258-272.]

HILL BH, MCCORMICK FH, HARVEY BC, et al., 2010. Microbial enzyme activity, nutrient uptake and nutrient limitation in forested streams[J]. Freshwater Biol, 55(5): 1005-1019.

JIAO YJ, YUAN L, 2019. Positive effects of increasing crop diversity in land use on soil microbial biomass, enzyme activity and bacterial community composition[J]. Soil Res, 57(7): 779-787.

JIAO ZB, LI YQ, CHEN ZH, et al., 2021. Response of soil enzyme activities to short-term litter input in different types of forest in subalpine western Sichuan[J]. Chin J Appl Environ Biol, 27(3): 608-616. [焦泽彬，李羿桥，陈子豪，等，2021. 川西亚高山不同森林类型土壤酶活性对短期凋落物输入量变化的响应[J]. 应用与环

境生物学报，27（3）:608-616.]
KAUR T, SEHGAl SK, SINGH S, et al., 2021. Assessment of seasonal variability in soil nutrients and its impact on soil quality under different land use systems of lower shiwalik foothills of Himalaya, India[J]. Sustainability-Basel, 13(3): 1398.
LAUBER CL, STRICKLAND MS, BRADFORD MA, et al., 2008. The influence of soil properties on the structure of bacterial and fungal communities across land-use types[J]. Soil Biol Biochem, 40(9): 2407-2415.
LU RK, 2000. Analytical methods of soil agricultural chemistry[M]. Beijing: China Agricultural Science Press. [鲁如坤，2000.土壤农业化学分析方法[M]. 北京：中国农业科技出版社.]
LUO P, CHEN H, XIAO KC, et al., 2017. Effects of topography, tree species and soil properties on soil enzyme activity in karst regions[J]. Environ Sci, 38(6): 2577-2585. [罗攀，陈浩，肖孔操，等，2017. 地形、树种和土壤属性对喀斯特山区土壤胞外酶活性的影响[J]. 环境科学，38（6）: 2577-2585.]
LUO XL, WANG SJ, BAI XY, et al., 2021. Analysis on the spatio-temporal evolution process of rocky desertification in Southwest Karst area[J]. Acta Ecol Sin, 41(2): 680-693. [罗旭玲，王世杰，白晓永，等，2021. 西南喀斯特地区石漠化时空演变过程分析[J]. 生态学报，41（2）: 680-693.]
MOORHEAD DL, SINSABAUGH RL, HILl BH, et al., 2016. Vector analysis of ecoenzyme activities reveal constraints on coupled C, N and P dynamics[J]. Soil Biol Biochem, 93: 1-7.
MU R, PAN KW, WANG JC, et al., 2011. Effects of ferulic acid,p-hydroxybenzoic acid and their mixture on mineral nitrogen and relative microbial function groups in forest soils[J]. Acta Ecol Sin, 31(3): 793-800. [母容，潘开文，王进闯，等，2011. 阿魏酸、对羟基苯甲酸及其混合液对土壤氮及相关微生物的影响[J]. 生态学报，31（3）: 793-800.]
PHILIPPOT L, RAAIJMAKERS JM, LEMANCEAU P, et al., 2013. Going back to the roots: the microbial ecology of the rhizosphere[J]. Nat Rev Microbiol, 11(11): 789-799.
PHILLIPS RP, MEIER IC, BERNHARDT ES, et al., 2012. Roots and fungi accelerate carbon and nitrogen cycling in forests exposed to elevated CO_2[J]. Ecol Lett, 15(9): 1042-1049.
SHI LJ, WANG HM, FU XL, et al., 2020. Soil enzyme activities and their stoichiometry of typical plantations in mid-subtropical China[J]. Chin J Appl Ecol, 31(6): 1980-1988. [史丽娟，王辉民，晓莉，等，2020. 中亚热带典型人工林土壤酶活性及其化学计量特征[J]. 应用生态学报，31（6）:1980-1988.]
SINSABAUGH RL, LAUBER CL, WEINTRAUB MN, et al., 2008. Stoichiometry of soil enzyme activity at global scale[J]. Ecol Lett, 11(11): 1252-1264.
SUN CL , WANG YW, WANG CJ, et al., 2021. Effects of land use conversion on soil extracellular enzyme activity and its stoichiometric characteristics in karst mountainous areas[J]. Acta Ecol Sin, 41(10): 4140-4149. [孙彩丽，王艺伟，王从军，等，2021. 喀斯特山区土地利用方式转变对土壤酶活性及其化学计量特征的影响[J]. 生态学报，41（10）: 4140-4149.]
SUN J, LIU ZQ, ZHU DY, et al., 2019. Evaluation on soil qualities of different ecological restoration models in rocky desertification control area[J]. Res Soil Water Conserv, 26(5): 222-228. [孙建，刘子琦，朱大运，等，2019. 石漠化治理区不同生态恢复模式土壤质量评价[J]. 水土保持研究，26（5）: 222-228.]
WANG KL, ZHANG CH, CHEN HS, et al., 2019. Karst landscapes of China: patterns, ecosystem processes and services[J]. Landscape Ecol, 34(12): 2743-2763.
WANG KL, YUE YM, MA ZL, et al., 2016. Research and demonstration on technologies for rocky desertification treatment and ecosystem services enhancement in karst peak-cluster depression regions[J]. Acta Ecol Sin, 36(22): 7098-7102. [王克林，岳跃民，马祖陆，等，2016. 喀斯特峰丛洼地石漠化治理与生态服务提升技术研究[J]. 生态学报，36（22）:7098-7102.]
WANG LJ, CHENG RM, XIAO WF, et al., 2021. Seasonal responses of soil enzyme activities and miccrobial biomass to nitrogen addition at different leavels in *Ponus massoniana* plantation in the Three Gorges Reservoir Area[J]. Acta Ecol Sin, 41(24): 1-11. [王丽君，程瑞梅，肖文发，等，2021. 三峡库区马尾松人工林土壤酶活性和微生物生物量对不同水平氮添加的季节性响应[J]. 生态学报，41（24）: 1-11.]

WANG SQ, XUE YF, WANG Y, et al., 2020.Effect of soil-rock interface on soil organic matter hydrolase activity under different disturbance gradients in Karst Critical Zone[J]. Acta Ecol Sin, 40(10): 3431-3440. [王思琦，薛亚芳，王颖，等，2020. 喀斯特关键带不同干扰梯度下土壤-岩石界面对土壤有机质水解酶活性的影响[J]. 生态学报，40（10）: 3431-3440.]

WOŹNIAK, 2019. Chemical properties and enzyme activity of soil as affected by tillage system and previous crop[J]. Agriculture (Basel), 9(12): 262.

WU P, CUI YC, ZHAO WJ, et al., 2019. Characteristics of soil stoichiometric in natural restoration process of Maolan karst forest vegetation, southwestern China[J]. J Beijing For Univ, 41(3): 80-92. [吴鹏，崔迎春 赵文君，等，2019. 喀斯特森林植被自然恢复过程中土壤化学计量特征[J]. 北京林业大学学报，41（3）:80-92.]

XIA GH, GUO QX, LU QM, et al., 2020. Soil nutrients and ecological stoichiometry characteristics under different land use patterns in loess hilly area[J]. Bull Soil Water Conserv, 40(2): 140-147. [夏光辉，郭青霞，卢庆民，等，2020. 黄土丘陵区不同土地利用方式下土壤养分及生态化学计量特征[J]. 水土保持通报，40（2）: 140-147.]

XING XY, HUANG YM, HUANG HB, et al., 2012. Soil nitrogen and enzymes involved in nitrogen metabolism under different vegetation in Ziwuling mountain in the Loess Plateau, China[J]. Acta Ecol Sin, 32(5): 1403-1411. [邢肖毅，黄懿梅，黄海波，等，2012. 黄土丘陵区子午岭不同植物群落下土壤氮素及相关酶活性的特征[J]. 生态学报，32（5）: 1403-1411.]

YANG JL, LI XW, CAO B, et al., 2018. Effects of different vegetation restoration models on soil fertility and enzyme activity in eco-emigration area of Liupanshan[J]. J SE For Univ (Nat Sci Ed), 38(5): 13-19. [杨君珑，李小伟，曹兵，等，2018. 六盘山生态移民迁出区不同植被恢复模式对土壤养分和土壤酶活性的影响[J]. 西南林业大学学报（自然科学），38（5）: 13-19.]

YANG K, LIU YC, ZHANG FL, et al., 2021. Effects of plastic film mulching on the contents of soil inorganic nitrogen and enzymatic activity in maize field in eastern Qinghai[J]. J Qinghai Univ, 39(1): 38-43. [杨凯，刘颖川，张发莲，等，2021.青海东部地区地膜覆盖对玉米地土壤无机氮含量和酶活性的影响[J]. 青海大学学报，39（1）: 38-43.]

YANG Y, LIANG C, WANG YQ, et al., 2020. Soil extracellular enzyme stoichiometry reflects the shift from P- to N-limitation of microorganisms with grassland restoration[J]. Soil Biol Biochem, 149: 107928.

ZHANG D, CHAO R, WAN ZQ, et al., 2019. Effects of different grazing intensities on soil extracellular enzyme activities in a typical steppe grassland[J]. J Arid Land Resour Environ, 33(9): 145-151. [张东，钞然，万志强，等，2019. 不同放牧强度对典型草原土壤胞外酶活性的影响[J]. 干旱区资源与环境，33（9）: 145-151.]

ZHANG Q, ZHANG D, WU J, et al., 2021. Soil nitrogen-hydrolyzing enzyme activity and stoichiometry following a subtropical land use change[J]. Land Degrad Dev, 32(15): 4277-4287.

ZHANG W, CHEN HS, SU YR, et al., 2013. Effects of different crops and fertilization methods on soil fertility of newly reclaimed lime soil[J]. Chin J Soil Sci, 44(4): 925-930. [张伟，陈洪松，苏以荣，等，2013. 不同作物和施肥方式对新垦石灰土土壤肥力的影响[J]. 土壤通报，44（4）: 925-930.]

ZHANG Y, SUN C, CHEN Z, et al., 2019. Stoichiometric analyses of soil nutrients and enzymes in a Cambisol soil treated with inorganic fertilizers or manures for 26 years[J]. Geoderma, 353: 382-390.

ZHANG YL, YU TF, HAO F, et al., 2020. Effects of fertilization and legume-grass ratio on forage yield and NPK utilization efficiency[J]. Acta Pratacul Sin, 29(11): 91-101. [张永亮，于铁峰，郝凤，等，2020. 施肥与混播比例对豆禾混播牧草产量及氮磷钾利用效率的影响[J]. 草业学报，29（11）: 91-101.]

ZHAO C, SHENG MY, BAI YX, et al., 2021. Soil available nitrogen and phosphorus contents and the environmental impact factors across different land use types in typical karst rocky desertification area, Southwest China[J]. Chin J Appl Ecol, 32(4): 1383-1392. [赵楚，盛茂银，白义鑫，等，2021. 喀斯特石漠化地区不同土地利用类型土壤氮磷有效性及其环境影响因子[J]. 应用生态学报，32（4）: 1383-1392.]

ZHOU XD, DENG Y, 2017. Soil elements level and availability in different vegetation succession stages in karst area[J]. Bull Soil Water Conserv, 37(5): 40-45. [周晓东，邓艳，2017. 岩溶区不同植被演替过程中土壤元素

及其有效态[J]. 水土保持通报，37（5）: 40-45.]